昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, April 2013, 56(4): 392 -397　　ISSN 0454-6296

管氏肿腿蜂雌性抚育中幼虫转移行为的启动和节律

伍绍龙[1], 徐福元[2], 李保平[1], 孟　玲[1,*]
(1. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095; 2. 江苏省林业科学院森林保护研究所, 南京 211153)

摘要: 为深入理解肿腿蜂雌性抚育的行为学特征, 在室内连续观察了雌性管氏肿腿蜂 *Sclerodermus guani* 对子代幼虫的转移行为, 旨在明确雌蜂在子代蜂幼虫发育到哪一阶段时启动转移行为, 以及幼虫转移行为是否有节律。以黄粉虫 *Tenebrio militor* 蛹期在 24 h 内的蛹体为寄主, 根据子代蜂幼虫发育进程将其划分为低龄幼虫(1 -2 龄)、高龄幼虫(3 -4 龄)、老熟幼虫(自然脱落)和吐丝幼虫(开始吐丝结茧)等 4 个时期, 采取人工剥离(早期幼虫)或自然脱离(晚期幼虫)的方法处理子代蜂幼虫, 观察雌蜂对所表现出的行为反应; 然后以子代蜂高龄幼虫为对象, 连续观察雌蜂的 30 次幼虫转移行为过程。结果表明: 雌蜂对所有发育时期子代蜂幼虫均用触角拍打进行探测; 但不转移低龄幼虫, 只转移其他阶段幼虫, 转移老熟幼虫和吐丝幼虫的瞬间概率分别是转移高龄幼虫的 4.09 倍和 7.69 倍。雌蜂转移高龄、老熟和吐丝幼虫的比例分别为 96%, 100% 和 100%, 没有显著差异($P \geq 0.05$); 对高龄幼虫、老熟幼虫和吐丝幼虫转移耗时平均分别为 27.96, 34.04 和 32.49 s, 没有显著差异($P \geq 0.05$); 平均转移距离依次为 4.19, 7.18 和 9.43 mm, 对吐丝幼虫的转移距离显著大于高龄幼虫($P < 0.05$), 但在高龄和老熟幼虫之间没有显著差异($P \geq 0.05$)。对雌蜂连续 30 次幼虫转移行为的趋势和节律分析表明: 幼虫转移前探测的幼虫数总体上随幼虫转移次序增加而减少, 在间隔 1 次和 2 次之间存在显著自相关, 幼虫转移耗时在间隔 1 次之间存在显著自相关, 但幼虫转移距离未表现出明显的节律。本研究结果说明, 管氏肿腿蜂雌性抚育中的幼虫转移行为只在子代蜂幼虫发育到较高龄期时启动, 且幼虫转移中的某些行为特征具有节律性。

关键词: 寄生蜂; 管氏肿腿蜂; 雌性抚育; 幼虫转移行为; 行为节律; 社会行为
中图分类号: S433.5　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2013)04-0392-06

Initiation and rhythm of larva-translocation behavior during maternal care in an ectoparasitoid *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae)

WU Shao-Long[1], XU Fu-Yuan[2], LI Bao-Ping[1], MENG Ling[1,*] (1. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Forest Protection, Jiangsu Academy of Forestry, Nanjing 211153, China)

Abstract: Experiments in the laboratory were conducted by continuously observing the larva-translocation behavior during maternal care in an ectoparasitoid *Sclerodermus guani*, with the goal of determining the developmental stage of offspring when larva-translocation behavior is initiated and exploring the rhythm of the behavior. *Tenebrio militor* pupae aged less than 24 hours were used as the host. The parasitoid larvae were divided into four groups according to their developmental maturity, *i. e.*, young larva (1st -2nd instar), old larva (3rd -4th instar), mature larva (naturally dislodged) and spinning larva (starting spinning cocoon after dislodged). Parasitoid larvae treated were dislodged artificially (for young larvae) or naturally (for old larvae) from the host. A female wasp was continuously recorded for larva-translocation behaviors using video camera, and then analyzed by playbacks. The results showed that the female wasp patted larvae of all stages with its antennae, but did not move the young larva. The female exhibited a strong tendency to move the mature larva, with an instant probability of 4.09 times as high as that to move the old larva. The instant probability of moving the spinning larva was 7.69 times as high as that of moving the old larva. The proportion of larvae moved was 96% for the old larva and 100% for both mature and spinning larvae, without a significant difference between them ($P \geq 0.05$). The time the female parasitoid spent on a larva-translocation was on average 27.96 s for the old larva, 34.04 s for the

基金项目: 国家自然科学基金项目(30871670); 国家公益性行业(农业)专项(201103002)
作者简介: 伍绍龙, 男, 1986 年生, 湖南衡阳人, 硕士研究生, 主要从事昆虫行为生态及生物防治研究, E-mail: 2010102117@njau.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: ml@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2013-01-21; 接受日期 Accepted: 2013-03-20

mature larva, and 32.49 s for the spinning larva, without significant differences between them ($P \geq 0.05$). The larva-translocation distance, the direct length by which a larva was moved, was 4.19, 7.18, and 9.43 mm for the old, mature, and spinning larva, respectively; there was no significant difference between the first two ($P \geq 0.05$), but there was between the first two and the last ($P < 0.05$). The linear trend analysis showed that there was a significant decreasing trend in the number of larvae tapped before translocation, but not in the larva-translocation duration and distance. There was a significant autocorrelation at lag 1 and 2 in the number of larvae tapped before translocation, and at lag 1 in the larva-translocation duration, but not in the larva-translocation distance. The results of this study suggest that *S. guani* females do not initiate larva-translocation behavior until their offspring larvae mature, and some behaviors of larva-translocation may be rhythmic.

Key words: Parasitoid; *Sclerodermus guani*; maternal care; larva-translocation behavior; behavioral rhythm; social behavior

亲本抚育(parental care)泛指能增强子代适合度的任何亲代特征(Clutton-Brook, 1991)，包括行为和非行为特征，这些特征在起源上旨在增强子代适合度，或至今仍然具有该作用(Smiseth *et al.*, 2012)。亲本抚育广泛存在于昆虫纲十几个目的50余科中，从简单的用覆盖物保护卵(非社会学昆虫)到喂食和保护子代幼虫(半社会性昆虫)，再到复杂的亲子长期生活和协同抚育(社会性昆虫)(Costa, 2006)。在无脊椎动物中除了对个别社会性物种的亲本抚育研究得比较清楚外，对其他社会性、半社会性昆虫的抚育了解得比较少，从而难以清楚地理解昆虫社会行为的进化(Trumbo, 2012)。

管氏肿腿蜂 *Sclerodermus guani* Xiao *et* Wu 是林木蛀干害虫(天牛、吉丁虫等)的重要天敌，在我国广泛用于林木蛀干害虫的生物防治(张仲信和田淑贞, 1980; 陈君和程惠珍, 2000; 杨忠岐, 2004)。管氏肿腿蜂具有雌性抚育(maternal care)特性，雌蜂产卵后一直守候在寄主旁，表现一系列抚育行为，包括清洁寄主、挪动卵或幼虫；其中，将脱离寄主的幼虫转移至寄主附近的行为(幼虫转移)在抚育行为中占主要比例(张忠信和田淑珍, 1980; 张卫光等, 2004; 姚万军和杨忠岐, 2008)。长期以来，对硬皮肿腿蜂 *Sclerodermus* spp. 雌性抚育的研究仅限于简单的定性描述，直到贺凯等(2006)开始用简单的试验设计研究抚育行为，尤其最近 Hu 等(2012)采用较为完善的试验设计，比较了母蜂存在与否对子代蜂存活和性比等重要生活史特性的影响。迄今，对肿腿蜂母系抚育的行为学特征仍知之甚少，从而影响我们深入理解肿腿蜂社会行为的进化机理。为此，本文以管氏肿腿蜂为对象，通过室内试验详细观察雌蜂的幼虫转移行为，旨在回答两个问题：一是子代幼虫发育到何时雌蜂开始表现幼虫转移行为？二是雌蜂的幼虫转移行为节律是否随经验积累而发生变化？如果是，其规律是什么？弄清楚这两个问题，将有助于进一步探究肿腿蜂雌性抚育行为的适合度代价，为理解肿腿蜂亲本抚育与生活史特征相关性提供实证依据，从而为探究昆虫亲本抚育权衡与生活史之间的关系提供新的依据(Gilbert and Manica, 2010)；该研究也可为探究肿腿蜂抚育行为的可塑性提供参考。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

管氏肿腿蜂为近年来在江苏省部分林区为防治松墨天牛 *Monochamus alternatus* Hope 而繁殖释放的种群。前期观察发现雌蜂在产卵后才表现转移幼虫行为，故选用刚产卵的亲本雌蜂作为供试寄生蜂。寄主为黄粉虫 *Tenebrio militor* L.，购自花鸟市场，于室内常温下饲养(麦胚 + 土豆)，蛹期在 24 h 内的蛹体作为供试寄主。

1.2　管氏肿腿蜂子代幼虫发育阶段与幼虫转移行为的关系试验

根据幼虫发育进程设如下处理：低龄幼虫(1－2 龄)、高龄幼虫(3－4 龄)、老熟幼虫(自然脱离寄主)以及吐丝结茧幼虫(开始吐丝结茧)等 4 个幼虫发育阶段。由于在试验中难以明确划分幼虫龄期，故采用体型大小进行划分，根据前期录像连续观察结果，将体长≤2 mm 幼虫作为“低龄幼虫”处理，因为该体长大部分幼虫处于 1 龄末至 2 龄初；将体长≥4 mm 幼虫作为“高龄幼虫”处理，因为该体长大部分幼虫处于 3 龄末至 4 龄初。首先，在试管(直径 20 mm，长 120 mm)中放 1 头寄主，然后接入 1 头雌蜂，待子代蜂幼虫孵化并发育至相应阶段后，将寄主和寄生蜂幼虫移入培养皿(直径 100

mm）中；然后，用软毛刷将总数的1/3～1/2幼虫剥离寄主，放在距离寄主周围5～10 mm处；释放1头已产卵的亲本雌蜂，连续录像观察（Sony数码录像机，型号HDR-XR150，日本生产）12 h。通过观看录像回放统计各类行为表现。

管氏肿腿蜂的幼虫转移行为包含一系列具体行为特征，包括（1）幼虫转移启动前期，指从雌蜂被放入到有子代幼虫的培养皿中到开始转移子代幼虫的时间（s）；（2）幼虫转移前探测幼虫数，指雌蜂在转移脱落幼虫前用触角敲击的幼虫数；（3）幼虫转移耗时（s），指雌蜂完成一次转移幼虫所用的时间；（4）幼虫转移距离（mm），指幼虫被雌蜂移动的空间距离，由于在观察录像回放行为时难以准确测量距离（因为每次录像中难以准确控制镜头变倍数值），故用虫体长度推算幼虫被移动的距离。观察在温室（25℃）条件下进行，每处理观察20头蜂（重复）。

1.3 幼虫转移行为节律的观察

以老熟子代幼虫为对象，录像观察雌蜂连续30次幼虫转移行为，记录转移前探测的幼虫数、幼虫转移耗时和幼虫转移距离等行为特征，分析这些行为是否随幼虫转移次数增加而变化以及是否存在时间相关性。

1.4 数据分析

用卡方检验比较不同幼虫时期处理之间在幼虫转移拍打频次和转移幼虫比例上的差异；用方差分析比较不同处理间在幼虫转移耗时和幼虫转移距离上的差异，多重比较采用Tukey氏HSD测验。用Cox比例风险模型分析幼虫转移启动前期，以估计发生幼虫转移行为的瞬间概率，从而评价雌蜂的转移幼虫倾向。为分析幼虫转移行为特征随转移次数增加的变化趋势，首先取各行为特征在连续30次转移幼虫中的平均值，以后一次幼虫转移中的行为特征均值为因变量，以前一次幼虫转移中的行为特征均值为自变量，用一般线性回归模型分析该行为特征的变化趋势；为进一步探究各行为特征在连续转移幼虫中的节律，用时间序列分析中的自相关函数方法，分析相邻远近程度不同的行为特征是否存在显著相关。数据分析用R统计分析软件（R Core Development Team，2012）。

2 结果与分析

2.1 管氏肿腿蜂雌蜂对不同发育阶段子代幼虫的转移行为

雌蜂在接近脱离寄主的幼虫时，先用触角不断地拍打幼虫，持续时间约在3～60 s不等；之后雌蜂可能离开脱落幼虫，也可能移动脱落幼虫。在所有重复试验中，雌蜂对所有幼虫均进行探测。

用Cox比例风险模型对不同处理的幼虫转移前期拟合结果表明，雌蜂对不同阶段幼虫的转移倾向（用幼虫转移行为发生的瞬间概率估计）存在显著差异；其中，雌蜂在12 h观察期内不转移低龄幼虫；在其余阶段幼虫中，与高龄幼虫相比，雌蜂转移老熟幼虫和吐丝幼虫的倾向分别提高4.09倍（95%置信域：2.43～6.90）和7.69倍（4.28～13.80）（图1：A）。

雌蜂在拍打探测子代幼虫后，如果搬动幼虫，就会用足移动脱落幼虫，将脱落幼虫拖向寄主方向，有时可观察到雌蜂将高龄幼虫移至寄主体表，雌蜂还将老熟幼虫移至洁净处集体化蛹。雌蜂对不同阶段幼虫的幼虫转移比例明显不同（$\chi^2 = 18.56$，$df = 3$，$P < 0.001$），其中，雌蜂不转移低龄幼虫，对其他阶段幼虫的转移比例分别为96%，100%和100%，但无显著差异（图1：B）。雌蜂对高龄幼虫、老熟幼虫和吐丝幼虫的转移耗时（平均值±标准误）分别为27.96±3.50，34.04±4.41和32.49±5.92 s，在5%概率水平上没有显著差异（图1：C）；幼虫转移距离分别为4.79±1.15，7.18±1.81和9.43±1.48 mm，对吐丝幼虫的转移距离显著大于对高龄幼虫，但在高龄和老熟幼虫之间没有显著差异（$P \geq 0.05$）（图1：D）。

2.2 幼虫转移行为特征

一般线性回归模型分析表明，管氏肿腿蜂雌蜂对高龄子代幼虫的幼虫转移前探测幼虫数随转移次序增加而总体呈现显著减少的趋势（$F_{1,28} = 45.88$，$P < 0.001$，$r^2 = 0.62$；$y_{频次} = 5.51 - 0.15x$）（图2：A）。时间序列分析表明，幼虫转移前探测幼虫数在间隔1～2次之间存在显著自相关，但在更大间隔之间没有显著自相关性（图2：B）。幼虫转移耗时平均为32.23±24.08 s，但总体上不随幼虫转移次序增加而显著变化（$F_{1,28} = 0.53$，$P = 0.47$）（图3：A）；幼虫转移耗时在间隔2次之间存在显著自相关（图3：B）。幼虫转移距离平均为1.38±1.23 mm，虽然随转移次序增加有增大的趋势，但在统计上尚未达到显著水平（$F_{1,28} = 3.54$，$P = 0.07$）（图4：A）；幼虫转移距离在不同转移之间均无显著自相关性（图4：B）。

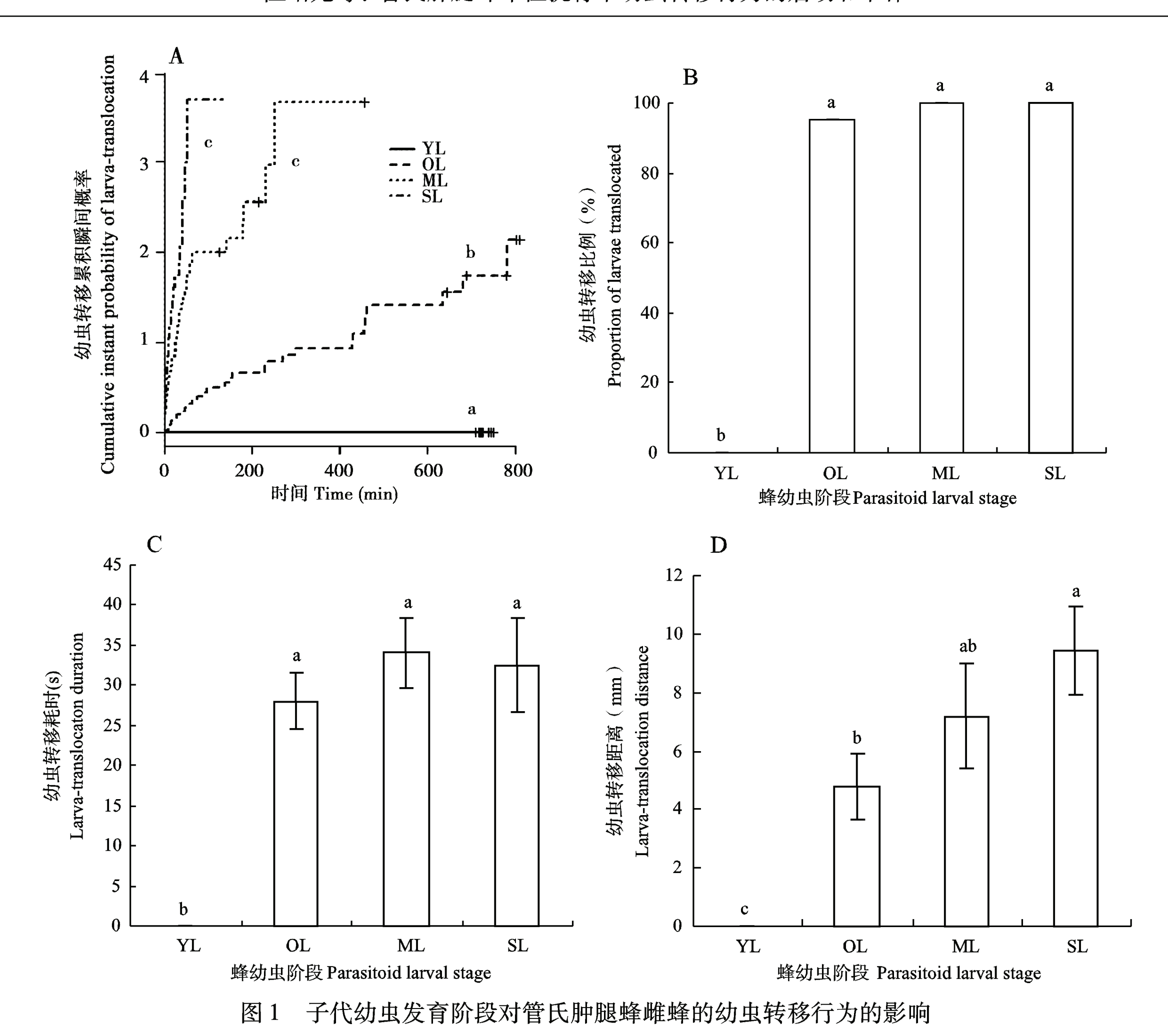


图 1　子代幼虫发育阶段对管氏肿腿蜂雌蜂的幼虫转移行为的影响

Fig. 1　Effects of offspring developmental stage on larva-translocation behaviors in female *Sclerodermus guani*

A：幼虫转移倾向(曲线上的 + 表示截尾值) Tendency for larva-translocation (crosses on the curves are censured values)；B：被转移幼虫的比例 Proportion of larvae translocated；C：幼虫转移耗时 Larva-translocation duration；D：幼虫转移距离 Larva-translocation distance. 图柱上不同字母表示处理间差异显著(Tukey 氏 HSD 检验，$P<0.05$)。The different letters above the bars indicate significant difference between treatments (Tukey's HSD test) ($P<0.05$). YL：低龄幼虫 Young larva；OL：高龄幼虫 Old larva；ML：老熟幼虫 Mature larva；SL：吐丝幼虫 Spinning larva.

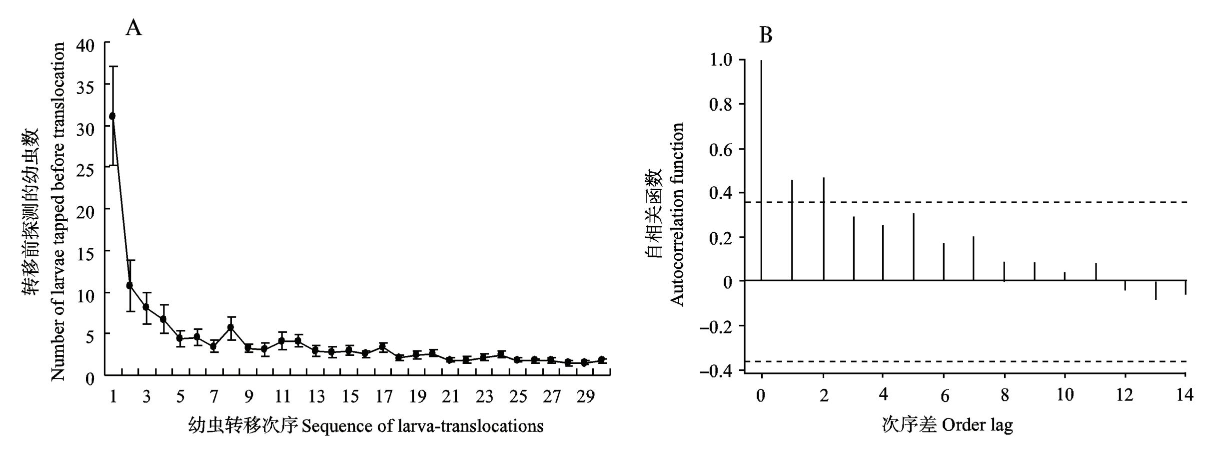


图 2　管氏肿腿蜂雌蜂转移前探测的幼虫数随幼虫转移次数增加的变化趋势及其自相关性

Fig. 2　Trend in the number of larvae tapped before translocation with increasing order of larva-translocation (A) and its autocorrelation (B) in female *Sclerodermus guani*

A：幼虫转移前探测幼虫数(竖线代表标准误) Number of larvae tapped before translocation (vertical lines are the standard error; B：自相关函数(横虚线代表95%置信域) Autocorrelation function (dashed lines are the 95% confidence intervals). 下同 The same below.

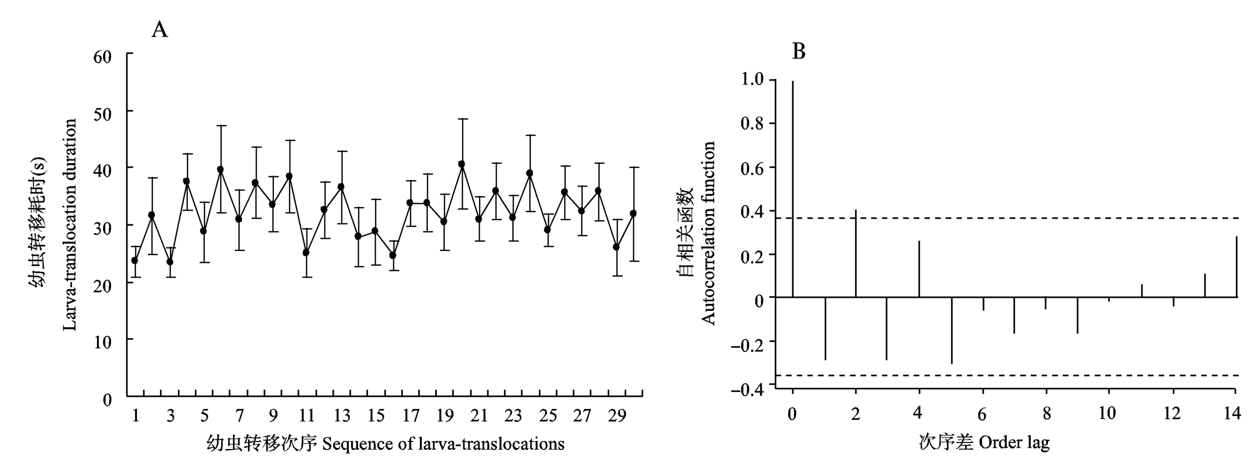


图 3 管氏肿腿蜂雌蜂的幼虫转移耗时随幼虫转移次数增加的变化趋势（A）及其自相关性（B）

Fig. 3 Trend in the larva-translocation duration with increasing order of larva-translocation (A) and its autocorrelation (B) in female *Sclerodermus guani*

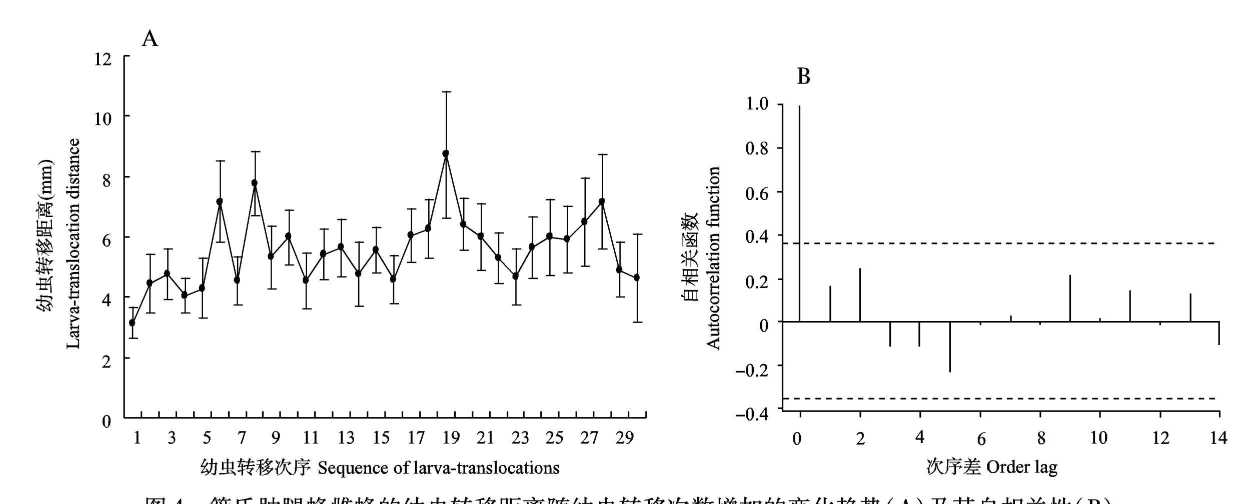


图 4 管氏肿腿蜂雌蜂的幼虫转移距离随幼虫转移次数增加的变化趋势（A）及其自相关性（B）

Fig. 4 Trend in the larva-translocation distance with increasing order of larva-translocation (A) and its autocorrelation (B) in female *Sclerodermus guani*

3 讨论

以往对管氏肿腿蜂抚育行为的观察报道仅提及幼虫转移对象为“老熟”幼虫（张卫光等，2004；贺凯等，2006；姚万军和杨忠岐，2008），未明确具体是发育到哪一阶段的幼虫。本研究表明：雌蜂虽然对各发育阶段的脱落幼虫均表现出探测行为（用触角拍打），但不转移低龄幼虫，仅转移高龄以上的幼虫。这是首次通过试验明确管氏肿腿蜂雌蜂仅对高龄及其以上的幼虫施以幼虫转移行为。

几乎所有的寄生蜂都利用触角感器寻找探测寄主（Quicke，1997）。管氏肿腿蜂雌蜂在遇到子代幼虫时无论幼虫处于哪一阶段，均用触角拍打幼虫，显然在利用触角感器评价幼虫，从而做出是否转移幼虫的决定。这验证了田慎鹏和徐志强（2003）的观察，他们观察管氏肿腿蜂触角感器发现，感器种类、数量和分布在性别间存在差异，有几种感受器只存在于雌蜂触角上。

管氏肿腿蜂的幼虫属于蠕型幼虫（Gould and Bolton，1988），其活动能力很弱。如果在与同类幼虫的拥挤中脱离寄主，可能难以或无法靠自身的能力回到寄主上，此时雌蜂转移幼虫显然可提高脱落幼虫的存活率（Hu *et al.*，2012）。雌蜂不搬动低龄幼虫的原因可能在两方面，一是低龄幼虫脱离寄主的可能性较低，因为肿腿蜂低龄幼虫的体型比较小，其相互拥挤的程度不常导致脱离寄主，而高龄幼虫由于体型成倍增大而加剧拥挤，是幼虫易于脱

落；二是根据适应度最大化原理，转移的幼虫越接近成熟，该行为付出所得回报的不确定性越小，因为低龄幼虫成功发育的不确定性更大，这一解释得到本研究结果的支持：雌蜂搬动老熟幼虫和吐丝幼虫的意向明显高于高龄幼虫，而且对吐丝幼虫的转移距离最大，即投入的能量最多。

本研究对幼虫转移行为节律的分析表明，管氏肿腿蜂雌蜂的幼虫转移前探测幼虫数总体上随幼虫转移次序增加而减少，其与每次幼虫转移耗时在相邻（1 次）或间隔 2 次的幼虫转移之间存在显著相关性。这说明前面的幼虫转移行为影响后续幼虫转移行为，据此推测管氏肿腿蜂雌蜂具有学习能力，可利用抚育行为经历调整抚育行为。学习行为普遍存在于寄生蜂中（Turlings *et al.*, 1993），由于寄生蜂在搜寻和选择寄主过程中面临着诸多不确定性因素，所以具备获得和利用外界信息的学习能力就成为自然选择的主要特性（van Alphen *et al.*, 2003）。然而，本研究未发现幼虫转移距离随幼虫转移次序增加而发生显著变化，也没有显著的时间相关性，说明这种幼虫转移行为不受经验的影响。其原因可能是，子代幼虫脱离寄主后往往不会远离寄主（因为活动能力弱），从而给雌蜂转移行为决策带来的不确定性较小，故与学习能力相关的自然选择压力较小。

本研究说明，管式肿腿蜂雌性抚育中的幼虫转移行为只在子代幼虫发育到较高龄期时启动；某些幼虫转移行为存在节律，而且受到经历的影响。这些结论将有助于进一步探究肿腿蜂雌性抚育行为的适合度代价，从而为理解昆虫抚育与生活史的关系提供了新的实证依据，并为探究抚育行为的可塑性提供参考。

致谢　感谢南京农业大学植物保护学院唐秀云在试验中给予的帮助。

参考文献（References）

Chen J, Cheng HZ, 2000. Advances in applied research on *Scleroderma* spp. *Chinese Journal of Biological Control*, 11: 166 – 170. ［陈君, 程惠珍, 2000. 肿腿蜂的应用研究进展. 中国生物防治, 16 (4): 166 – 170］

Clutton-Brock TH, 1991. The evolution of parental care. Cambridge University Press, Cambridge.

Costa JT, 2006. The Other Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge.

Gilbert JD, Manica A, 2010. Parental care trade-offs and life-history relationships in insects. *American Naturalist*, 176: 212 – 226.

Gould I, Bolton B, 1988. The Hymenoptera. Oxford University Press, London.

He K, Xu ZQ, Dai PL, 2006. The parasitizing behavior of *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu (Hymenoptera: Bethylidae) wasps on *Tenebrio molitor* pupae. *Acta Entomologica Sinica*, 49(3): 454 – 460. ［贺凯, 徐志强, 代平礼, 2006. 管氏肿腿蜂对黄粉甲的寄生行为. 昆虫学报, 49(3): 454 – 460］

Hu Z, Zhao X, Li Y, Liu X, Zhang Q, 2012. Maternal care in the parasitoid *Sclerodermus harmandi* (Hymenoptera: Bethylidae). *PLoS ONE*, 7(12): e51246.

Quicke DLJ, 1997. Parasitic Wasps. Chapman & Hall, London.

R Core Development Team, 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. http://www.R-project.org.

Smiseth PT, Kölliker M, Royle NJ, 2012. What is parental care? In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M eds. The Evolution of Parental Care. Oxford University Press, Oxford. 1 – 17.

Tian SP, Xu ZQ, 2003. Scanning electron microscopic observation of sensilla on the antenna of *Scleroderma guani*. *Entomological Knowledge*, 40(1): 59 – 62. ［田慎鹏, 徐志强, 2003. 管氏肿腿蜂触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 40(1): 59 – 62］

Trumbo ST, 2012. Patterns of parental care in invertebrates. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M eds. The Evolution of Parental Care. Oxford University Press, Oxford. 81 – 100.

Turlings TCJ, Wäckers FL, Vet LEM, Lewis WJ, Tumlinson JH, 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: Papaj DR, Lewis AC eds. Insect Learning. Chapman and Hall, London. 51 – 78.

van Alphen JJM, Bernstein C, Driessen G, 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(2): 81 – 87.

Yang ZQ, 2004. Advance in bio-control researches of the important forest insect pests with natural enemies in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 20: 221 – 227. ［杨忠岐, 2004. 利用天敌昆虫控制我国重大林木害虫研究进展. 中国生物防治, 20: 221 – 227］

Yao WJ, Yang ZQ, 2008. Mass-rearing of *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae) with substitute host. *Chinese Journal of Biological Control*, 24(3): 220 – 226. ［姚万军, 杨忠岐, 2008. 人工繁殖管氏肿腿蜂的替代寄主研究. 中国生物防治, 24(3): 220 – 226］

Zhang WG, Sun XG, Qu AJ, Liu YL, 2004. The oviposition behaviour of *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu. *Natural Enemies of Insects*, 26 (1): 28 – 33. ［张卫光, 孙绪艮, 曲爱军, 刘亚利, 2004. 管氏肿腿蜂的寄生与产卵行为. 昆虫天敌, 26(1): 28 – 33］

Zhang ZX, Tian SZ, 1980. A preliminary report of biology and application of a bethylid wasp attacking longhorned beetles. *Entomological Knowledge*, 17: 71 – 73. ［张仲信, 田淑贞, 1980. 天牛肿腿蜂生物学特性及其利用的研究初报. 昆虫知识, 17: 71 – 73］

（责任编辑：袁德成）